

Morphology and its structure in Japanese
Terebratulida(Brachiopoda) (日本産
Terebratulida(**腕足動物**)における形態と構造)

著者	郡司 幸夫
号	1039
発行年	1987
URL	http://hdl.handle.net/10097/24901

氏名・(本籍)	ぐん 郡	じ 司	ゆき 幸	お 夫
学位の種類	理	学	博	士
学位記番号	理博第	1039	号	
学位授与年月日	昭和62年	6月	24日	
学位授与の要件	学位規則第5条第1項該当			
研究科専攻	東北大学大学院理学研究科 (博士課程) 地学専攻			
学位論文題目	Morphology and its structure in Japanese Terebratulida (Brachiopoda) (日本産 Terebratulida (腕足動物) における形態と構造)			
論文審査委員	(主査) 教授 小高民夫 教授 高柳洋吉 教授 中川久夫			

論文目次

- I. Introduction
- II. Acknowledgements
- III. Metamorphosis of the loop in Cenozoic dallinacean brachiopods and its switching solitons model
 - 1. General outline
 - 2. Materials
 - 3. Generalized loop development
 - 4. Developmental constraint in Dallinacea
 - 4-1 *Laqueus*
 - 4-2 *Nipponithyris*
 - 4-3 Other species
 - 5. Developmental constraint in a morphogenetic field

6. Model
 - 6-1. Background of modeling
 - 6-2. Switching soliton of precursor concentration
 - 6-3. Advanced model, superimposition of two kinds of information propagation system
7. The significance of solitons in pattern formation
- IV. The mechanism for branching ribs in brachiopods and the significance of the coupling structure
 1. General outline
 2. Existed models in branching patterns
 3. Materials
 4. Signals for branching
 5. Model
 - 5-1. IL system
 - 5-2. The coupling automata
 6. The effect of the coupling
 7. Two kinds of information propagation in branching ribs
- V. The structure of Recent brachiopod assemblage
 1. General outline
 2. Brachiopod assemblage from the waters off Tane-ga-shima Island
 3. Frequencies distribution of organisms and species competition
 - 3-1. Physico-chemical environments and biological environments
 - 3-2. Static rank model in heterogeneous environments
 - 3-3. Dynamical species-competition model in heterogeneous environments
 4. Analysis of brachiopod assemblage
 5. The effect of the increase of species or niche
- VI. Pattern formation with the progression of growth
- VII. Conclusions
- VIII. References
- IX. Appendix

論文内容要旨

緒言

腕足動物は、地質学的な生物の繁栄を古生代に終え、現在は主として100 m 以深の海底に細々と生息すると考えられているが、日本近海は多くの腕足動物種を産し、世界的にみても腕足動物研究の絶好のフィールドである。にも関わらず、従来の研究は Hatai (1940) の分類記載学的研究があるに過ぎない。近年その進化学的意義から現生種に対する生態学的研究が進みつつあるが、(例えば Richardson 1986) 化石として得られる形態学的データが真に生かされるような基礎研究はあまり認められない。

筆者は腕足動物の形態学的研究を通じて、より一般化した形での、成長に伴ない変化していくパターンとしての生物のあり様を探る点を目的とした。ここでは普通にいう形態に限らず、生物の空間的頻度分布等を含めて、我々が認識し得るパターンを形態と呼び、それをつくりあげる奥に潜む機構を構造と呼んで、生物の形態と構造の関係を論ずる。近年、とりわけ生物の形態、パターン形成の問題は、拡散-反応系等の定常状態として説明される事が多く (例えば Meinhardt 1983)、成長とパターンの関係は理論的研究において見失なわれがちである。これに対し筆者は、(1)成長と共に変態する腕足動物内腕骨のパターン、(2)成長に従って分岐する殻表面の放射肋パターン、(3)不均質環境下で競争する種から構成される腕足動物群集の空間分布パターンを解析し、各々の場合についてパターンを出現たらしめる情報伝播様式としての構造をモデル化していく。更にそれを一般化していくことにより、成長に伴う形態変化を、内的に境界領域を制御しながらパターン形成する問題と捉え、その機構としての構造について議論する (Gunji 1987a)

Dallinacea 超科における内腕骨変態とその切替ソリトンモデル

ここでは、日本近海にとりわけ多く生息し、第三系、第四系からも化石が頻々採取される Dallinacea 超科の大部分の種に見られる腕骨変態の発生学的制約 (Gould and Lewontin 1978) を見出し、その構造をモデル化する。Dallinacea 超科の腕骨は、個体発生上の変化様式から3つに大別される。この3つの変化様式に共通の制約があるか否かを調べるため、腕骨の全長、全幅、各部位の長さや太さを、様々な種について各々幾つかの stage で測定した。その結果、腕骨全体を形成する場としての関数が記述可能であり、1個のパラメータを変化させることで形態の変化が説明できる事が判明した。かつその形成場は Dallinacea 超科全体の種に対し、共通であった (Gunji 1987b)。ある部位の大きさと、その部位が腕骨全長に対してどの位置にあるかを Y_i , X_i で示し、大きさについて規格化してやると、

$$Y_i = f_i(X_i)$$

が得られ、更に全体の形態を成す任意の2つの部位に対する X_i , X_j について、

$$X_j = g_j(X_i)$$

が得られた。つまり任意の X_i を成長の変数として選び、成長に従ってそれを変化させると、自ずと全体の形態が変化し、個体発生の type を決定することができる。(図 1 はその lateral profile を示す)。

そこで更にこのようなパターン変化が、初期条件の微細な違いで得られるようなモデルについて考察が加えられた。ここでは簡略化のため、1次元上のプレパターン変化として問題が捉えられた。筆者は、形態形成において一般性が高いと考えられる振動子 (Goodwin & Cohen, 1969) を基礎とし、それが送り出す信号によって位置情報 (Wolpert, 1969) がもたらされ、成長と共にプレパターンが変化するモデルを構築した。更に生理学的研究から、(Golbert & Martiel, 1983) 強く支持される細胞機能のスイッチとして cAMP が利用されている事実を踏まえ、修正を加えたスキームがつけられた。これを連続体近似し、無次元化することによって、想定された形態形成因子 (cAMP に準ずるもの) の濃度 v について、

$$\frac{\partial v}{\partial t} + v \frac{\partial v}{\partial x} + \frac{\partial^3 v}{\partial x^3} = 0$$

なる K-dV 方程式が得られた。これはソリトンと呼ばれる安定な進行孤立波を解にもつ非線形波動方程式である。ソリトンは衝突によって形を変えないことから、信号としては非常に強力なものであろうと推察される (図 2)。

立てられたモデルから得られるプレパターンの変化は、実際の *Dallinacea* の超科にみられる発生学的制約をよく説明しうることも検証され、ソリトンが形態形成上重要な役割を果たすであろうことが確認された。

ここでは、成長を細胞分裂によって内的に制御しながら、振動子がソリトンを発するモデルについても言及される。細胞分裂のアルゴリズムについては相互作用のないタイプでモデル化されたが、腕骨形成に関する限り、ソリトン伝播と成長は単純な重ね合わせが可能であると考えられる。

腕足動物にみられる放射肋分岐の構造およびカップリングした構造の意義

第三系、第四系および現生にみられる腕足動物の特定の種では、殻表面に放射肋が認められる。肋は殻が大きくなるに従い、一本一本が太く高くなり、かつ分岐することでその本数を増やしていく。その分岐様式は一見ランダムである。そこで筆者は、分岐が決定論的には与えられないか否か、また肋は明らかに増殖 (細胞分裂による) に関係して分岐するが、単純な L system (Lindenmayer 1968) だけで説明可能か否か、以上 2 点について形態解析および数値計算をおこない、新たなモデルを構築した。

従来、肋の分岐は、肋がある太さに達するか、あるいは特定の年齢に達する場合に起こると考えられた。これを肋に限らず、樹枝状パターン全般に一般化し、更にある状態で分岐すると

いったモデルで考えると、それは L system で記述可能となる。L system は現在、主として植物の分岐パターンに応用されているが、記載的目的が先行している。筆者はこれを、細胞レベルの相互作用に基づく細胞分裂という本来の意味で用い、肋のパターンを近似するための仮定から想定される存在可能な全てのアルゴリズムについて数値計算した。そして局所的アルゴリズムが大局的分岐パターンとしての分岐パターンを実現するか否かを調べた。まず Interactive L system のつくるパターンは、非線形波動方程式の安定孤立波、ソリトン、キンク、プリーザーとの対比から分類可能で、かつそれら波間で相互作用しないパターンとなることが判明した。しかしまた実現されるパターンは、現実の分岐パターンを支持せず、sector における分岐 (Macomber & Macomber, 1983) が類型化してしまう。従来のモデルではこの類型的 architecture から現実を観察されるパターンを simulate するため stochastic な仮定を設けることが常であった。

筆者は分岐する点の分布を、殻表面の曲面上から Cartesian 平面に変換し、修正 Fry 法 (Fry, 1979) を用いて解析した。その結果、分岐点を指示する直進性の信号の流れが示唆された。解析された標本は、2 目 3 超科に及び選択されたが、信号の流れには共通な方向性が認められ、信号伝播様式が、かなりの腕足動物種で共通であろうと推察された。また一見するとランダムな分布をとっている理由として、各々の信号が非線形波動方程式の解として認められるプリーザーとソリトンを組み合わせた波になっており、したがって信号間で強い相互作用があり、全体としての信号の挙動が chaotic になるという説明が与えられる。

以上の、単純な IL system の挙動とプリーザー的ソリトンを分岐信号として伝播する事実、両者を考慮することで、筆者は 1 つの cell 状態に、2 つのアルゴリズムを組み合わせ (両者間には相互作用がある)、増殖しながらパターン変化を導く信号を流す local な dynamics をモデル化した。これは実際の腕足動物分岐パターンをよく説明し、かつ肋の太さを太い順に横軸に取り、太さを縦軸に取る時片対数系でほぼ線形な関係が得られる事実をも説明可能である (図 3)。

片対数系でほぼ線形な関係が得られるという事をより一般化するため、筆者は様々な IL system とプリーザー的ソリトンを発生するアルゴリズムをカップリングし、計算機 simulation を行ない、その統計的挙動を、

$$S_{\mu}^{(n)}(X) = -\frac{1}{x} \sum_{i=1}^{k^x} P_i(X) \log_k P_i(X)$$

なる spatial metric entropy で調べた。その結果、任意のアルゴリズムをカップリングさせても、その空間分布は片対数系でほぼ線形関係が得られる事が判明した。これは増殖しないオートマトンにおける Wolfram (1984) の class 3 の空間分布がフラクタルになることを考え併せると極めて示唆的であり、両対数から片対数への変化が、二種の信号伝播様式のカップリングに起因すると考えられる (但し相互作用する cell 数は二種の信号伝播様式間で異なる)。

現生腕足動物の群集構造

現生腕足動物の空間分布も形態とみなすことができる。この時生物種の競争（個体間）と移動をカップリングした微分方程式が構造として議論される。

第 i 種の個体数を n_i とする時、環境に不均質性を与える

$$\frac{\partial n_i}{\partial t} = (a_{i0} - \sum_{j=1}^m a_{ij} n_j) n_i + k_i \frac{\partial}{\partial x} \left(-\frac{\partial V_i}{\partial x} n_i \right)$$

や、移動様式をより複雑にしてマスター方程式 (Haken, 1978) で記述したモデルが与えるパターンを論じた (郡司1986)。その結果、腕足動物の空間的パッチ状分布は、適応と即断できず、種間競争によってもたらされる場合があることが判明した。また種子島沖の腕足動物群集がつかくる分布は、解析の結果、概ね3種間競争によって説明できると考えられる。

この問題に対して、群集中の種数を増加させるアルゴリズムを組み込むことで、元村の等比級数則と呼ばれる経験則が説明できることが示され、成長する生態系のパターン形成に対して、前述2つのセクションで認められたカップリングした構造の重要性が認められた。

成長に伴うパターン形成

生物は、境界条件が内的に制御されているという意味で極めて複雑な系と考えられる。そのような系におけるパターン形成の機構をその単位構成要素の関係つまり構造に求めると、散逸的情報伝播様式と保存協力的情報伝播様式のカップリングした構造として説明できる。腕骨の形成、肋の分岐は単位要素を細胞として捉え、群集においてはそれを個体として捉えることで、問題は同じと考えられる。腕骨のように両情報伝播様式の相互作用が弱く、単なる重ね併せと考えられる時、その効果は顕著でないが、相互作用が強くなると、肋の場合や群集の場合に認められたような片対数系で線形関係が得られる Zipf 則がもたらされることになる。生物の‘構造’としてこのカップリングした構造を考える事は今後一層重要となるであろう。

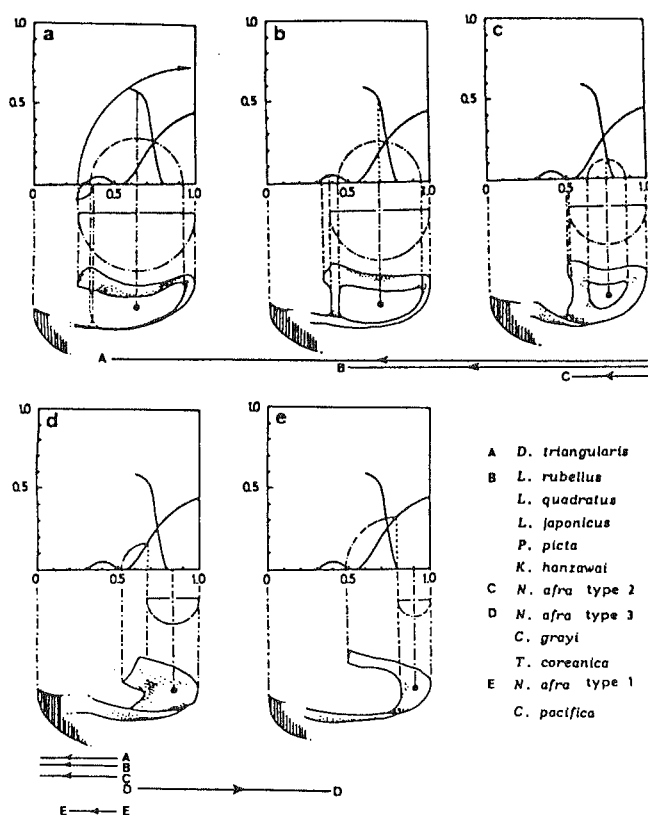


图 1

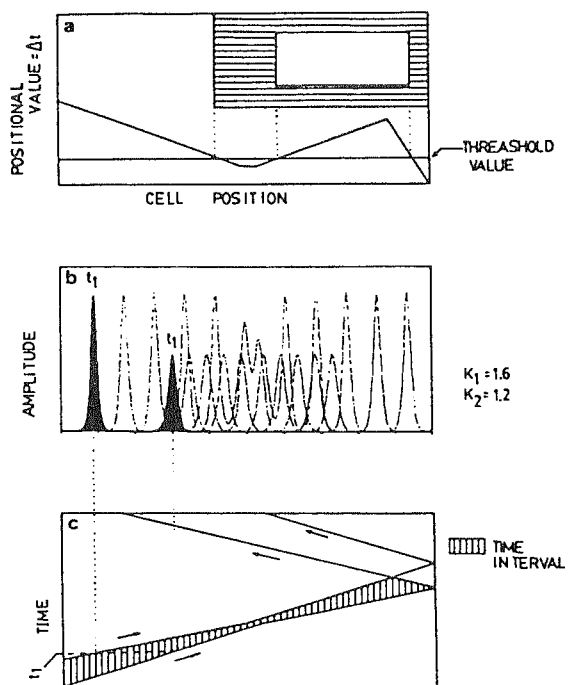


图 2

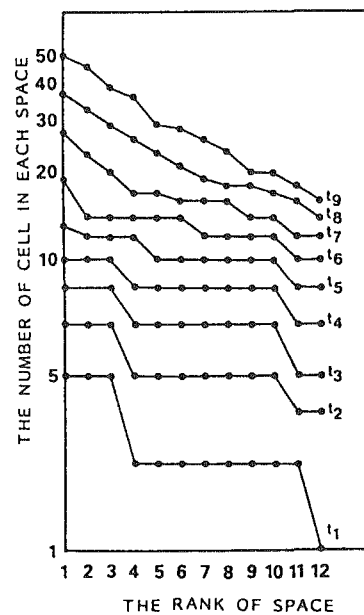
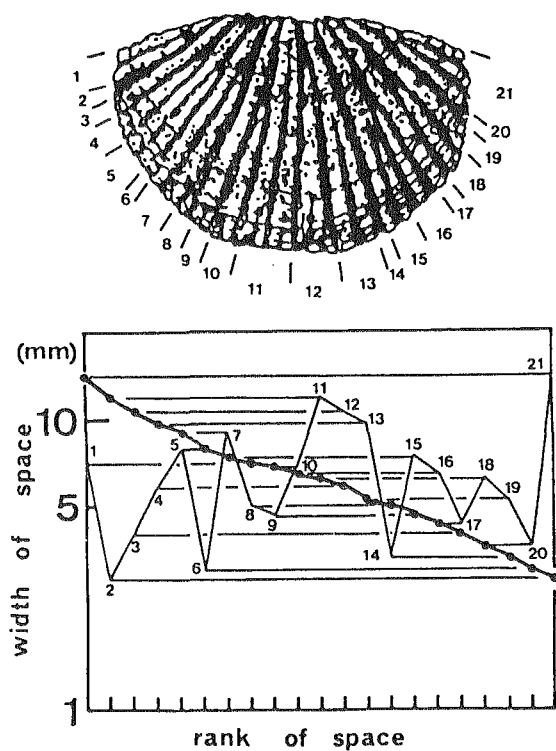


图 3

論文審査の結果の要旨

腕足動物は繁栄の時代を古生代に終え、現在は主として100 m 以深に生息すると考えられているが日本近海は、多くの腕足動物を産し、世界的にみても腕足動物研究の絶好のフィールドである。しかし、従来は記載分類学的研究があるにすぎず、生物学的側面は殆んど知られていない。

郡司幸夫提出の論文は、腕足動物の形態学的研究を通じて、一般化した形で生長に伴って変化していくパターンとしての生物を追及することを目的としている。この場合の形態とは、一般的な意味の形のみならず、生物の空間的頻度分布をも含めて形態とよび、それをつくる機構を構造とする「構造主義」の立場に立って、生物の形態と構造の関係を論じている。そして、(1)成長とともに変態する腕足動物の内腕骨のパターン、(2)成長に従って分岐する殻表の放射肋パターン、(3)不均質環境内で競争する腕足動物群集の空間的分布パターンを解析し、それぞれのパターンを表現させた情報伝播様式としての構造のモデル化をおこない、機構としての構造についての議論をおこなったものである。

(1) 内腕骨の変態について日本近海に現生し、第三系、第四系からも化石として発見されることの多い *Dallinacea* 超科の多くの種にみられる腕骨変態の発生学的制約を見出し、その構造をモデル化した。そして、そのモデルが *Dallinacea* にみられる発生的制約を充分説明できることを確認している。

(2) 成長に従って分岐する殻表面の放射肋のパターンや、不均質環境下で競争する様によって構成される腕足動物群の空間分布パターンを、種ヶ島周辺海域より採集した現生腕足動物の資料にもとづいて解析し、それぞれの情報伝播様式の具体的なモデル化をおこなった。

これらのことにもとづいて、郡司は境界条件が内的に制約されている複雑な系である生物におけるパターン形成の機構を説明した。

これは郡司の研究成果が、従来、記載学的分類の地位にとどまっていた日本列島およびその周辺の化石・現生腕足動物 *Terebratulida* の形態学的データのもつ意味を明らかにし、腕足動物の進化、生態の解明に著しく貢献したものと評価される。これは郡司幸夫が自立して研究活動を行うに必要な高度の研究能力と学識を有することを示すものである。よって郡司幸夫提出の論文は理学博士の学位論文として合格と認める。